



红火蚁工蚁对棉蚜诱导的棉花挥发物的 嗅觉和行为反应

李俊龙^{1,2}, 陈 立^{2,*}, 刘长明^{1,*}

(1. 福建农林大学植物保护学院, 福州 350000;

2. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要:【目的】红火蚁 *Solenopsis invicta* 与棉蚜 *Aphis gossypii* 存在兼性共生关系, 红火蚁可能利用棉蚜危害诱导棉花释放的挥发物定位棉蚜。本研究将测试红火蚁工蚁对棉花挥发物的嗅觉和行为反应。【方法】使用 Y 型管实验测试红火蚁工蚁对棉花气味的行为反应; 以红火蚁告警信息素 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪为阳性对照, 测试红火蚁工蚁对不同剂量(100, 10, 1 和 0.1 μg)的 9 种棉花挥发物组分[α -蒎烯、 β -蒎烯、 β -石竹烯、(*E, E*)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯(TMTT)、(*E*)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯(DMNT)、辛醛、6-甲基-5-庚烯-2-酮、顺-3-己烯基乙酸酯和水杨酸甲酯]的触角电位反应; 再利用 Y 型嗅觉仪测试这些挥发物对红火蚁工蚁的行为选择影响。【结果】结果表明, 受棉蚜为害的棉花较健康棉花对红火蚁工蚁具有极显著的引诱效果。红火蚁对 9 种挥发物组分的 EAG 反应随着剂量升高而升高。各化合物在 100 μg 剂量时 EAG 反应值最大, 其中, 工蚁对水杨酸甲酯和 6-甲基-5-庚烯-2-酮这两个化合物反应最强。在行为选择实验中, 化合物水杨酸甲酯、6-甲基-5-庚烯-2-酮和 DMNT 对红火蚁工蚁均具有显著的引诱效果。【结论】棉蚜诱导的棉花挥发物中水杨酸甲酯和 6-甲基-5-庚烯-2-酮对红火蚁有显著的引诱效果, 这 2 种化合物可能在红火蚁定位棉蚜、建立共生关系中起着关键的作用。

关键词: 红火蚁; 蚜-蚁共生; 植物挥发物; 触角电位; 行为反应

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2019)05-0594-08

Olfactory and behavioral responses of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) workers to cotton volatiles induced by cotton aphids

LI Jun-Long^{1,2}, CHEN Li^{2,*}, LIU Chang-Ming^{1,*} (1. College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350000, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: 【Aim】 There is a facultative mutualistic interaction between the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* and the cotton aphid, *Aphis gossypii*. Fire ants may utilize cotton aphid-induced cotton volatiles to locate mutualistic partners. This study aims to test the olfactory and behavioral responses of *S. invicta* workers to cotton volatiles induced by cotton aphid. 【Methods】 The behavioral response of *S. invicta* workers to cotton odor was tested by Y-tube. The electroantennogram (EAG) responses of the fire ant workers to nine volatile compounds including (1S)-(–)- α -pinene, (1S)-(–)- β -pinene, β -caryophyllene, (*E, E*)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene (TMTT), (*E*)-4,8-dimethyl 1,3,7-nonatriene (DMNT), octanal, 6-methyl-5-hepten-2-one, (*Z*)-(3)-hexenyl acetate, and methyl

基金项目: 国家自然科学基金项目(31572315)

作者简介: 李俊龙, 男, 1993 年 1 月生, 河南通许人, 硕士研究生, 研究方向为化学生态学研究, E-mail: 576415257@qq.com

* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: chenli@ioz.ac.cn; cmliu@fafu.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-01-03; 接受日期 Accepted: 2019-03-14

salicylate at different dosages (100, 10, 1 and 0.1 μg) were tested using fire ant alarm pheromone 2-ethyl-3,5(6)-dimethylpyrazine as the positive control, and the influence of the volatile compounds on the behavior choice of the fire ant workers was tested by Y-tube olfactometer. 【Results】 The results showed that fire ant workers were significantly attracted to the cotton plants damaged by cotton aphids over undamaged ones. The EAG responses of fire ant workers to the nine volatile compounds were dose-dependent. These compounds triggered the highest EAG response in fire ant workers at the dose of 100 μg , and methyl salicylate and 6-methyl-5-hepten-2-one caused the greatest EAG responses. In behavioral selection experiments, fire ant workers were significantly attracted to methyl salicylate, 6-methyl-5-hepten-2-one and DMNT. 【Conclusion】 Among cotton aphid-induced volatile compounds, methyl salicylate and 6-methyl-5-hepten-2-one significantly attract fire ants, and they may play a key role in locating cotton aphids by fire ants for establishment of mutualistic interaction.

Key words: *Solenopsis invicta*; aphid-ant mutualism; plant volatiles; electroantennogram; behavioral response

蚂蚁与多种生物都有共生关系,有的是直接共生,有的是间接共生,共生关系在自然界中普遍存在 (Buckley, 1987)。蚂蚁与植食性昆虫的共生关系主要以蜜露为纽带:一些植食性昆虫从植物韧皮部取食汁液后能排出含有大量糖分和氨基酸的蜜露吸引蚂蚁光顾,这被认为是与蚂蚁产生共生关系的重要原因之一 (Way, 1963; Delabie, 2001)。在蚜-蚁共生关系中,蚂蚁与蚜虫能通过信息化学物质进行交流 (Oliver *et al.*, 2007),这种信息化学物质既包括蚂蚁与蚜虫自身释放的各种昆虫信息素,还包括在蚜-蚁共生关系中扮演着重要角色的植物挥发物 (Wilson, 1962)。植物挥发物的释放有主动释放和被动释放两种途径 (姜永根和程家安, 2000)。健康的植物能够主动释放一些绿叶挥发物,而在遭受植食性昆虫攻击或机械损伤后,能被诱导释放一些挥发性物质,尤其是植物物种特异的挥发物。植物在受到昆虫取食后挥发物的种类和释放量都会发生改变,这些挥发物的最主要功能之一就是驱避植食性昆虫 (Kessler and Baldwin, 2001),对植食性昆虫生长、发育及繁殖等产生不利影响,这些是植物直接防御的重要表现。植物可以释放特征性的挥发物,用以调节植物和昆虫之间的相互关系 (De Moraes *et al.*, 1998, 2001)。很多研究都表明植食性昆虫对损伤的植物的取食选择性和产卵选择性降低,例如瓜食瓢虫 *Epilachna borealis* 不喜欢取食受害的葫芦叶片 (Tallamy, 1985),小眼夜蛾 *Panolis flammea* 在受害美国黑松 *Pinus contorta* 上的产卵量显著少于未受害的扭叶松 (Leather *et al.*, 1987)。此外,虫害诱导释放的植物挥发物也可以吸引天敌,或诱导周围健康植物提前进入防御状态 (Dicke and Baldwin,

2010)。

在昆虫触角表面密布多种形状各异、具有不同嗅觉功能的化学感受器,昆虫主要依靠这些感受器感受信息物质 (Nault *et al.*, 1973; Renthal *et al.*, 2003)。昆虫嗅觉系统对信息化学物质具有极高的灵敏度和识别特异性 (de Bruyne and Baker, 2008),通过嗅觉来感知外部环境,并作出一定的行为反应 (Krieger and Breer, 1999)。昆虫的触角电位技术 (EAG) 在植物挥发物对植食性昆虫及其天敌研究上有广泛应用。比如中华草蛉 *Chrysopa sinica* 对被茶蚜 *Toxoptera aurantii* 取食过的茶树挥发物的 EAG 反应强烈 (Han and Chen, 2002)。

咀嚼式口器昆虫取食能够诱导棉花释放大量的挥发物成分 (Rose and Tumlinson, 2004; Hegde *et al.*, 2011),棉蚜 *Aphis gossypii* 的刺吸行为也能诱导棉花植株产生一些挥发物,挥发物的部分组分如表 1 (Hegde *et al.*, 2011, 冯宏祖等, 2013)。而在蚜-蚁互惠关系中,蚂蚁的照顾能促进蚜虫的数量增长,降低天敌的数量 (Andersen, 1991)。红火蚁 *Solenopsis invicta* 与棉蚜存在兼性共生关系 (Styrsky and Eubanks, 2010)。为了验证植物挥发物在蚜-蚁共生关系中的作用,本研究测试了红火蚁对棉蚜诱导的棉花挥发物的 EAG 以及行为反应,揭示棉花挥发物在蚜-蚁共生中的调控作用。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试虫源: 红火蚁 *S. invicta* 采自广东省广州市黄埔区广州科学城园区内。将采集的蚂蚁巢穴

放入侧壁涂有防止蚂蚁逃逸的聚四氟乙烯悬浮液的塑料储物盒(25 L),静置 2 d 后,用滴水法将蚁群从土壤中逼出,转到新储物盒中并为其建造人工蚁巢,室内饲养分别以试管提供清水和 20% 的蔗糖水,每天每巢投放 3~5 头蟋蟀补充蛋白质。采集饲养一个月内完成实验。

1.1.2 供试棉花:实验所用棉花种子来自新疆,品

种为新陆早 41 号。种子单粒种植在直径 10 cm 的花盆中,基质由 3 份营养土(北京中蔬大森林花卉市场)和 1 份黄壤土混合而成。

1.1.3 供式试剂:色谱纯正己烷,上海安谱科学仪器有限公司;供试挥发性气味物质的标准化化合物和阳性对照标准化化合物的名称、纯度、来源及对应的编号见表 1。

表 1 挥发物标准品纯度及来源
Table 1 Purities and sources of volatile standards

化合物编号 Compound no.	化合物 Compounds	纯度 Purity	来源 Source
C1	2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪 2-Ethyl-3,5(6)-dimethylpyrazine	≥95%	Sigma-Aldrich
C2	α-蒎烯 (1S)-(–)-α-Pinene	≥98%	北京百灵威科技有限公司 J&K
C3	β-蒎烯 (1S)-(–)-β-Pinene	≥98%	北京百灵威科技有限公司 J&K
C4	β-石竹烯 β-Caryophyllene	≥90%	Sigma-Aldrich
C5	(E, E)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯 (E, E)-4,8,12-Trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene (TMTT)	≥90%	天津药明康德新药开发有限公司 CBDR
C6	(E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 (E)-4,8-Dimethyl 1,3,7-nonatriene (DMNT)	≥90%	天津药明康德新药开发有限公司 CBDR
C7	辛醛 Octanal	≥99%	北京百灵威科技有限公司 J&K
C8	6-甲基-5-庚烯-2-酮 6-Methyl-5-hepten-2-one	≥97.5%	北京百灵威科技有限公司 J&K
C9	顺-3-己烯基乙酸酯(Z)-(3)-Hexenyl acetate	≥99%	北京百灵威科技有限公司 J&K
C10	水杨酸甲酯 Methyl salicylate	≥99%	北京百灵威科技有限公司 J&K

1.1.4 所用仪器:触角电位仪(EAG),德国 Syntech 公司生产,由 5 部分组成,即信号采集系统(IDAC-4 双通道 USB 接口数据采集控制器)、EAG 数据记录及分析软件、测量探头(PRG-3)、刺激气流控制器(CS-55,内置空气泵)、MP-15 显微操作器。

1.2 红火蚁工蚁对棉花气味的行为反应

气味源选择为棉花植株。挑选 8 周大的两株健康棉花作为气味源,一株棉花接 50 头棉蚜为害 24 h,另一株健康棉花作为空白对照,分别放置在两个用于顶空收集的玻璃罩中,并通过硅胶管连接 Y 型管的两侧臂。用 QC-1B 大气采样仪作为气流动力系统(北京劳动保护研究所),抽气口位于 Y 型管的基部,速率为 400 mL/min,用两个转子流量计控制两管臂速率为 200 mL/min,装置如图 1 所示。

生测时,随机挑选供试红火蚁工蚁 1 头放入 Y 型管主臂管口,试虫逆气流运动,待其爬过主臂管口 2 cm 后开始计时。如果红火蚁爬至某臂的距离超

过 1/2 并且停留时间在 5 s 以上,便记为选择了与该臂相连的植株味源。每组实验持续 5 min,若实验结束时工蚁仍未做出选择,则放弃该组。

1.3 红火蚁工蚁对棉花挥发物的触角电位(EAG)反应

根据 Hegde 等(2011)和冯宏祖等(2013)报道棉花被棉蚜刺吸前后释放的挥发物,本实验选取 9 种棉花挥发物(表 1)来测试红火蚁工蚁的 EAG 反应。选取标准主要有两点:(1)健康棉花释放量大的化合物;(2)受棉蚜为害后释放量显著变化的化合物。以色谱纯级正己烷作溶剂,分别将每种挥发性气味物质的标准样品配成 10 μg/μL 的溶液,并用正己烷进一步将其稀释成 1, 0.1 和 0.01 μg/μL 的其他浓度待测样品溶液,获得共 4 个不同浓度(10, 1, 0.1 和 0.01 μg/μL)的各待测样品溶液用于红火蚁工蚁的 EAG 反应测试。每个浓度重复 10 次。

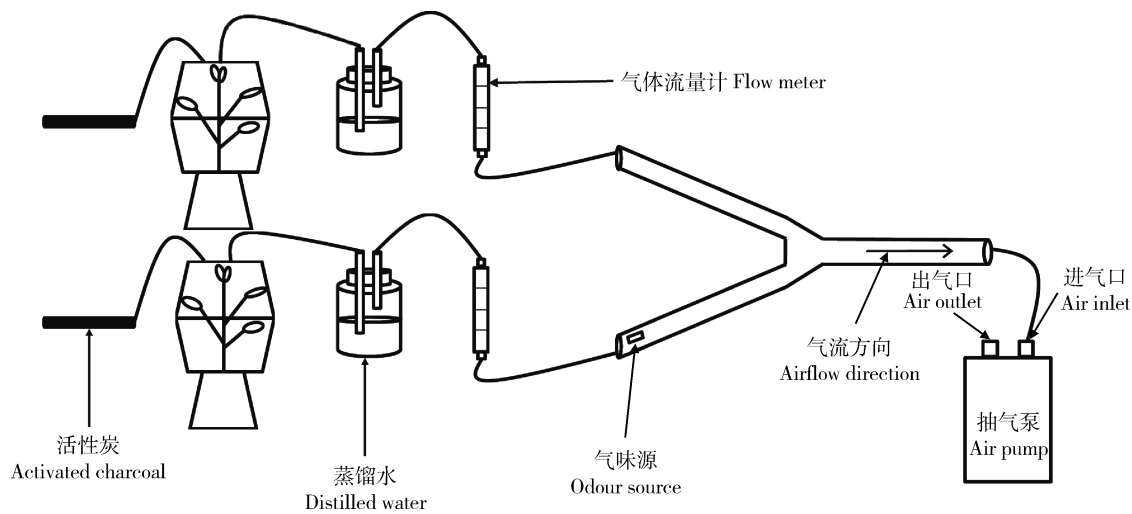


图1 Y型嗅觉仪连接示意图
Fig. 1 Connection diagram of Y-type olfactometer

随机挑选1个头稍大的红火蚁工蚁,用手术刀快速切下工蚁头部,切口端与充满 Ringer’s 缓冲液的参比电极相连,触角的尖端与记录电极相连。电极通过银丝与信号放大器连接,用软件 EAG2000 记录和分析数据(Guan *et al.*, 2014)。

用移液器取 10 μL 待测样品溶液均匀涂抹在滤纸条上,等待 15 s 使溶剂挥发,然后将滤纸条放入巴斯德管中。平衡 30 s 后刺激红火蚁触角,观察电位变化并记录数据。由于触角对 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪的 EAG 反应非常显著,这种化合物被用作阳性对照。9 种棉花挥发物的测试顺序是随机的,每个样品重复 10 次,每次重复都要挑选新的红火蚁工蚁进行测试。测试时间为 0.2 s,空气流速为 1 000 mL/min,两次刺激的间隔时间为 1 min (Brindis *et al.*, 2008)。本实验用正己烷作为空白对照,校正样品的 EAG 值,即将样品 EAG 测量值减去空白对照的 EAG 值。

1.4 红火蚁工蚁对棉花挥发物的行为反应

棉花挥发物的标准样品:将 10 μL 刺激样品滴

在 3 cm × 3 mm 的滤纸条上,放入味源瓶中,用色谱纯级的正己烷作为空白对照。本实验仅对 EAG 反应值最大的一组样品浓度进行 Y 型嗅觉仪测定。每种化合物每次测试 100 头,更换不同气味源时,用 75% 乙醇擦洗 Y 型管内外壁,并用烤箱在 120℃ 下烘烤 2 h。

1.5 数据分析

用统计软件 SPSS 对红火蚁工蚁 EAG 数据进行单因素方差分析(SPSS 17.0, SPSS Inc., 美国),采用 Tukey’s-b(k) 多重比较方法分析数据间差异显著性;行为实验的数据采用卡方检验($P < 0.05$)。

2 结果

2.1 红火蚁工蚁对棉花气味的行为反应

当气味源分别为健康棉花和受害棉花时,相对于健康棉花,受棉蚜为害的棉花对工蚁有极显著的引诱作用($P < 0.01$) (图 2)。

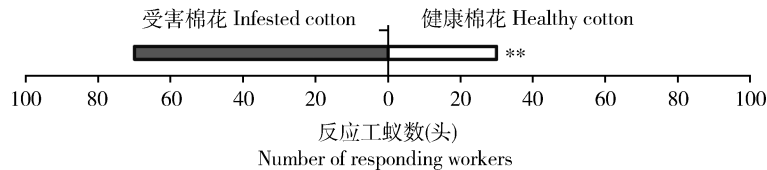


图2 红火蚁工蚁对棉花植株气味的行为反应

Fig. 2 Behavioral responses of *Solenopsis invicta* workers to cotton plant odor
受害棉花 Infested cotton: 受 50 头棉蚜为害 24 h 的单株棉花 A cotton plant infested by 50 cotton aphids for 24 h. 数据统计采用卡方检验,双星号表示处理(受害棉花)和对照(健康棉花)间存在极显著差异($P < 0.01$)。The Chi-square test was used for data analysis. The double asterisk indicates extremely significant difference between the treatment (infested cotton) and the control (healthy cotton) ($P < 0.01$)。

2.2 红火蚁工蚁对棉花挥发物的触角电位 (EAG) 反应

红火蚁工蚁对 9 种棉花挥发物的 EAG 反应各不相同,不同剂量之间反应也有所差别。当反应剂量为 0.1 μg 时,工蚁对水杨酸甲酯的反应较大,EAG 反应最大值约为 0.1 mV,和阳性对照 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪之间没有显著性差异($P > 0.05$),但是红火蚁工蚁对 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪和水杨酸甲酯的 EAG 反应值与对其他几种化合物的 EAG 反应值之间有显著性差异($P < 0.05$) (图 3: A)。

当剂量升高至 1 μg 时,红火蚁工蚁对 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪和水杨酸甲酯反应较大,EAG 反应最大值约为 0.5 mV,且差异不显著($P > 0.05$),而对其他几种化合物反应较小且对各个化合物的 EAG 反应值之间没有显著性差异($P > 0.05$),但是对 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪和水杨酸甲酯的 EAG 反应值与对其他几种化合物的 EAG 反应值之间有显著性差异($P < 0.05$) (图 3: B)。

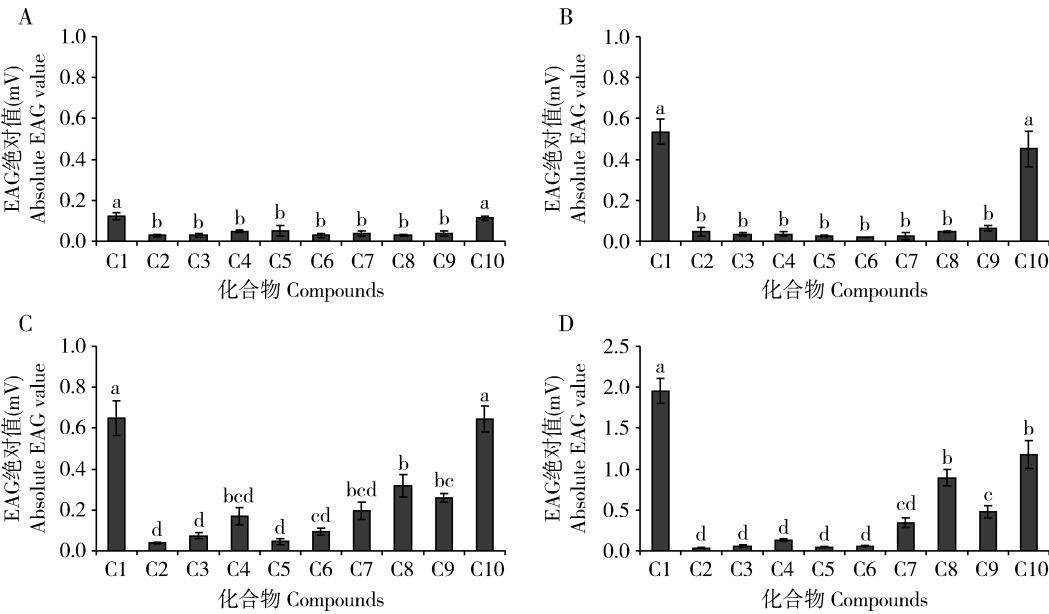


图 3 红火蚁工蚁对不同剂量棉花挥发物组分的 EAG 反应

Fig. 3 EAG response of *Solenopsis invicta* workers to different dosages of cotton volatile compounds

A: 0.1 μg; B: 1 μg; C: 10 μg; D: 100 μg. 图中化合物编号同表 1。采用 Tukey's-b(k) 多重比较方法分析不同化合物数据间差异,柱上不同小写字母表示存在显著性差异($P < 0.05$)。The compound no. same as listed in Table 1. The difference between different compounds was analyzed by Tukey's-b (k), and different small letters above bars indicate statistically significant difference ($P < 0.05$).

2.3 红火蚁工蚁对棉花挥发物的行为反应

根据 EAG 的实验结果,以溶剂正己烷作为对照,测试了红火蚁工蚁对 9 种棉花挥发物组分及红火蚁告警信息素 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪在剂量

当剂量升高至 10 μg 时,红火蚁工蚁对 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪和水杨酸甲酯反应较大,EAG 反应最大值约为 0.6 mV,显著高于对其他棉花挥发物($P < 0.05$);对 6-甲基-5-庚烯-2-酮的反应显著低于对 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪和水杨酸甲酯,但显著高于对 α-蒎烯、β-蒎烯、(E, E)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯 (TMTT) 和 (E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 (DMNT) ($P < 0.05$),但是与对 β-石竹烯、辛醛和顺-3-己烯基乙酸酯的反应值之间没有显著性差异($P > 0.05$) (图 3: C)。

当剂量升高至 100 μg 时,红火蚁工蚁对 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪的 EAG 反应显著高于对所有 9 种棉花植株挥发物($P < 0.05$);对 6-甲基-5-庚烯-2-酮和水杨酸甲酯的 EAG 反应次之,最大值约为 1.2 mV,且与对其他化合物的 EAG 反应值之间均有显著性差异($P < 0.05$);对顺-3-己烯基乙酸酯的 EAG 反应显著高于对 α-蒎烯、β-蒎烯、β-石竹烯、TMTT 和 DMNT($P < 0.05$) (图 3: D)。

为 100 μg 时的行为反应(图 4)。在做出选择的 100 头工蚁中有 14 头工蚁选择了 2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪,84 头工蚁选择了空白对照正己烷,即相对于正己烷,2-甲基-3,6-二乙基吡嗪对红火蚁工蚁有

极显著的驱避作用($P < 0.01$)(图4)。

在9种棉花挥发物样品中,100 μg 剂量下,DMNT、6-甲基-5-庚烯-2-酮和水杨酸甲酯对红火蚁工蚁都表现出引诱作用。其中6-甲基-5-庚烯-2-酮

和水杨酸甲酯对工蚁有极显著的引诱作用($P < 0.01$),DMNT对工蚁有显著的引诱作用($P < 0.05$),剩余的6种棉花挥发物样品对工蚁没有表现出引诱或者驱避作用(图4)。

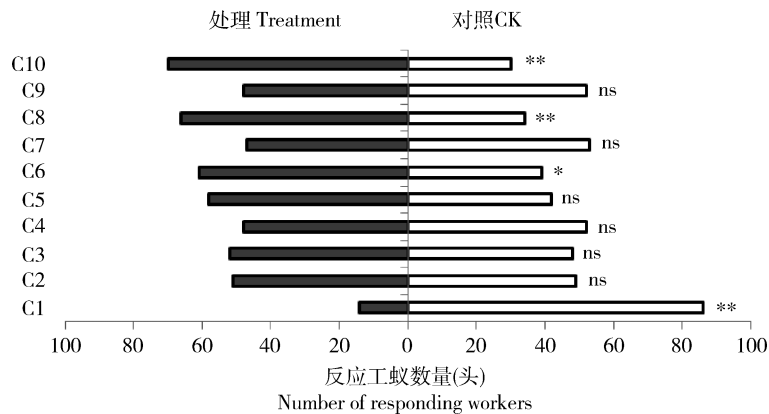


图4 红火蚁工蚁对剂量为100 μg 的棉花挥发物组分的行为反应

Fig. 4 Behavioral responses of *Solenopsis invicta* workers to cotton volatiles at the dosage of 100 μg

化合物编号同表1。数据统计采用卡方检验,星号和双星号分别表示在0.05和0.01水平下处理和对照(正己烷)间存在显著和极显著差异,ns表示不存在显著性差异($P > 0.05$)。The compound no. same as listed in Table 1. The Chi-square test was used for data analysis. The asterisk and double asterisk indicate significant difference and extremely significant difference between the treatment and the control (hexane) at the 0.05 and 0.01 levels, respectively, while ns indicates no significant difference ($P > 0.05$).

3 讨论

植物在受到植食性昆虫为害后,会释放出有别于健康时期的植物挥发物(郝娅和娄永根,2013),比如蚜虫取食能够改变棉花挥发物的成分以及含量(Hegde *et al.*, 2011)。不同的挥发物对昆虫的行为有着不同的调节作用,有的引诱有的驱避,还有一些在昆虫定位中起到一定作用(严善春等,2003)。本实验红火蚁对棉花植株的行为反应中,红火蚁更偏向于受棉蚜为害的棉花,可能是受害棉花释放的一些挥发性信息化学物质促使蚂蚁做出这种选择。

本实验选取红火蚁告警信息素2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪作为阳性对照,且红火蚁对这一告警信息素的EAG反应要高于对其他9种化合物的EAG反应,因为告警信息素2-乙基-3,5(6)-二甲基吡嗪对红火蚁具有显著的报警反应(Guan *et al.*, 2014)。选取的9种化合物中,水杨酸甲酯、DMNT和TMTT是棉蚜为害后棉花新产生的植物挥发物,6-甲基-5-庚烯-2-酮是棉蚜为害后植物挥发物含量升高的成分。棉蚜为害棉花后对红火蚁工蚁引诱效果增加,可能是为害后新产生和原有物质含量增加的物质共同作用的。此外,健康棉花对红火蚁工蚁的引诱效

果也可能是6-甲基-5-庚烯-2-酮发挥了一定的作用。红火蚁工蚁对这些化合物的反应不同,EAG反应随着化合物的剂量增大而升高,这与有些昆虫的嗅觉反应受化合物剂量变化影响的结果一致,如斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* 的嗅觉反应随 β -石竹烯剂量变化而变化(刘燕等,2018)。在剂量为100 μg 时,工蚁对水杨酸甲酯和6-甲基-5-庚烯-2-酮这两个化合物的触角电位反应最大,其次是对顺-3-己烯基乙酸酯,对其他5种化合物反应很小。从EAG的反应值来看红火蚁工蚁偏向受害棉花可能是水杨酸甲酯和6-甲基-5-庚烯-2-酮对工蚁的影响。另外新产生和含量相对较高的化合物是否是棉花为了自身的保护而产生的还有待研究。

行为反应的测试结果表明,在选取的9种挥发物样品中,水杨酸甲酯、6-甲基-5-庚烯-2-酮和DMNT这3个化合物都表现出显著吸引红火蚁工蚁的作用,Y型管行为实验的结果与EAG反应结果基本一致。DMNT也表现出了引诱红火蚁工蚁的作用,但工蚁对DMNT的触角反应并不强烈。这可能是由于DMNT的挥发性较弱,红火蚁工蚁触角上的感受器(高艳和罗礼智,2005)感受DMNT的受体较少,可以用单细胞记录方法进一步验证。

前人的研究发现,黑豆蚜 *Aphis fabae* 取食蚕豆

植株体系能够吸引黑毛蚁 *Lasius niger*, 而且黑豆蚜的蜜露释放的挥发物也能吸引黑毛蚁 (Fischer *et al.*, 2015, 2017)。虽然黑豆蚜释放的告警信息素 (*E*)- β -法呢烯也能明显吸引黑毛蚁 (Verheggen *et al.*, 2012), 但是和蜜露挥发物的吸引能力相比还是弱很多 (Fischer *et al.*, 2015)。在棉蚜-棉花体系中, 棉蚜的取食活动所诱导的棉花挥发物很有可能含蜜露的挥发物, 红火蚁也可能利用棉蚜的蜜露挥发物组分定位棉蚜。

综上所述, 在红火蚁工蚁的 Y 型管行为实验中, 相对于健康棉花植株, 受棉蚜为害的棉花植株能显著吸引红火蚁工蚁。这说明很有可能是受害棉花的某些挥发性气味物质对红火蚁工蚁有引诱作用。通过红火蚁工蚁对棉花挥发物的 EAG 以及行为实验, 工蚁的触角感受器对受害棉花特有的化学物质有明显的反应, 并且在行为实验上表现出对工蚁的引诱作用, 说明红火蚁工蚁很可能通过这几种化合物来定位棉蚜。也有研究表明一些蜜露的挥发物也会吸引蚂蚁, 这些蜜露主要来自细菌 (Fischer *et al.*, 2017)。但蜜露挥发物和蚜虫取食后的植物挥发物之间是否有协同作用有待进一步的研究。

参考文献 (References)

- Andersen M, 1991. An ant-aphid interaction: *Formica fusca* and *Aphthargelia symphoricarpi* on Mount St. Helens. *Am. Midl. Nat.*, 125(1): 29–36.
- Brindis Y, Lachaud JP, Gómez YGB, Rojas JC, Malo EA, Cruz-López L, 2008. Behavioral and olfactory antennal responses of *Solenopsis geminata* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae) workers to their dufour gland secretion. *Neotrop. Entomol.*, 37(2): 131–136.
- Buckley RC, 1987. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 111–135.
- de Bruyne M, Baker TC, 2008. Odor detection in insects: volatile codes. *J. Chem. Ecol.*, 34(7): 882–897.
- De Moraes CM, Lewis WJ, Pare PW, Alborn HT, Tumlinson JH, 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393(6685): 570–573.
- De Moraes CM, Mescher MC, Tumlinson JH, 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410(6828): 577–580.
- Delabie JHC, 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotrop. Entomol.*, 30(4): 501–516.
- Dicke M, Baldwin IT, 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the ‘cry for help’. *Trends Plant Sci.*, 15(3): 167–175.
- Feng HZ, Wang L, Yao YS, Xiong RC, 2013. Analysis of volatile compounds released from cotton, induced by *Aphis gossypii* and methyl jasmonate. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 50(3): 742–748. [冯宏祖, 王兰, 姚永生, 熊仁次, 2013. 棉蚜和茉莉酸甲酯诱导棉花挥发物组分分析. 应用昆虫学报, 50(3): 742–748]
- Fischer CY, Detrain C, Thonart P, Haubruge E, Francis F, Verheggen FJ, Lognag GC, 2017. Bacteria may contribute to distant species recognition in ant-aphid mutualistic relationships. *Insect Sci.*, 24(2): 278–284.
- Fischer CY, Lognag GC, Detrain C, Heil M, Grigorescu A, Sabri A, Thonart P, Haubruge E, Verheggen FJ, 2015. Bacteria may enhance species association in an ant-aphid mutualistic relationship. *Chemoeology*, 25(5): 223–232.
- Gao Y, Luo LZ, 2005. Antennal morphology and sensilla of the fire ants, *Solenopsis invicta* Buren invaded southern China observed with scanning electron microscopy. *Acta Entomol. Sin.*, 48(6): 986–992. [高艳, 罗礼智, 2005. 红火蚁触角及其上感受器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 48(6): 986–992]
- Guan D, Lu YY, Li XL, Wei L, Chen L, 2014. Electroantennogram and behavioral responses of the imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren, to an alarm pheromone component and its analogues. *J. Agric. Food Chem.*, 62(49): 11924–11932.
- Han BY, Chen ZM, 2002. Behavioral and electrophysiological responses of natural enemies to synomones from tea shoots and kairomones from tea aphids, *Toxoptera aurantii*. *J. Chem. Ecol.*, 28(11): 2203–2219.
- Hao Y, Lou YG, 2013. Research progress in herbivore-induced plant volatiles. *J. Yangtze Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 10(11): 12–15. [郝娅, 娄永根, 2013. 虫害诱导植物挥发物的研究进展. 长江大学学报(自然科学版), 10(11): 12–15]
- Hegde M, Oliveira JN, da Costa JG, Bleicher E, Santana AEG, Bruce TJA, Caulfield J, Dewhurst SY, Woodcock CM, Pickett JA, Birkett MA, 2011. Identification of semiochemicals released by cotton, *Gossypium hirsutum*, upon infestation by the cotton aphid, *Aphis gossypii*. *J. Chem. Ecol.*, 37(7): 741–750.
- Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291(5511): 2141–2144.
- Krieger J, Breer H, 1999. Olfactory reception in invertebrates. *Science*, 286(5440): 720–723.
- Leather SR, Watt AD, Forrest GI, 1987. Insect-induced chemical changes in young lodgepole pine (*Pinus contorta*) – the effect of previous defoliation on oviposition, growth and survival of the pine beauty moth, *Panolis flammea*. *Ecol. Entomol.*, 12(3): 275–281.
- Liu Y, Xie DS, Hu CH, Dong WX, Zhang F, Zhang JP, Xiao C, 2018. Influence of β -caryophyllene on the behaviors of female *Drosophila suzukii*. *J. Environ. Entomol.*, 40(3): 684–689. [刘燕, 谢冬生, 胡春华, 董文霞, 张峰, 张金平, 肖春, 2018. β -石竹烯对斑翅果蝇雌成虫行为的影响. 环境昆虫学报, 40(3): 684–689]
- Lou YG, Cheng JA, 2000. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta*

Ecol. Sin., 20(6): 1097–1106. [姜永根, 程家安, 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. *生态学报*, 20(6): 1097–1106]

Nault LR, Edwards LJ, Styer WE, 1973. Aphid alarm pheromones: secretion and reception. *Environ. Entomol.*, 2(1): 101–105.

Oliver TH, Mashanova A, Leather SR, Cook JM, Jansen VAA, 2007. Ant semiochemicals limit apterous aphid dispersal. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 274(1629): 3127–3131.

Renthal R, Velasquez D, Olmos D, Hampton J, Wergin WP, 2003. Structure and distribution of antennal sensilla of the red imported fire ant. *Micron*, 34(8): 405–413.

Rose USR, Tumlinson JH, 2004. Volatiles released from cotton plants in response to *Helicoverpa zea* feeding damage on cotton flower buds. *Planta*, 218(5): 824–832.

Styrsky JD, Eubanks MD, 2010. A facultative mutualism between aphids and an invasive ant increases plant reproduction. *Ecol. Entomol.*, 35(2): 190–199.

Tallamy DW, 1985. Squash beetle feeding behavior: an adaptation against induced cucurbit defenses. *Ecology*, 66(5): 1574–1579.

Verheggen FJ, Diez L, Sablon L, Fischer C, Bartram S, Haubruge E, Detrain C, 2012. Aphid alarm pheromone as a cue for ants to locate aphid partners. *PLoS ONE*, 7(8): e41841.

Way MJ, 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 8: 307–344.

Wilson EO, 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 1. The organization of mass-foraging. *Anim. Behav.*, 10(1/2): 134–147.

Yan SC, Zhang DD, Chi DF, 2003. Advances of studies on the effects of plant volatiles on insect behavior. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 14(2): 310–313. [严善春, 张丹丹, 迟德富, 2003. 植物挥发性物质对昆虫作用的研究进展. *应用生态学报*, 14(2): 310–313]

(责任编辑: 赵利辉)